

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-1-5-23

УДК 633.2: 631.524.85:
632.122.1: 581.1.051 (069.5)

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

**Н. И. Дзюбенко,
А. В. Бухтеева,
А. А. Кочегина**

Федеральный
исследовательский центр
Всероссийский институт
генетических ресурсов
растений имени
Н. И. Вавилова,
190000 Санкт-Петербург,
ул. Б. Морская д. 42, 44,
Россия,
e-mail: akohegina@rambler.ru

МНОГОЛЕТНИЕ И ОДНОЛЕТНИЕ ЗАСУХО- И СОЛЕУСТОЙЧИВЫЕ КОРМОВЫЕ РАСТЕНИЯ В ВАВИЛОВСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ

За последние 100 лет ВИР провел многочисленные экспедиции в Казахстан, республики Средней Азии, южные регионы России, а также в ряд зарубежных стран. Был собран ценный исходный материал засухо- и солеустойчивых кормовых культур, и их диких родичей – житняка, ломкоколосника, засухоустойчивых видов люцерны, донника и эспарцета, аридных кормовых. В результате 20-летнего изучения кормовых растений на Приаральской опытной станции ВИР выделены три группы растений с высокой, средней и слабой засухоустойчивостью, определено 20 источников засухоустойчивости. В живом виде на Приаральской опытной станции ВИР (ныне в ведении Республики Казахстан) поддерживались коллекции саксаула, кохии простертой, жузгуна, терескена, камфоросмы, полыни, астрагала, кейреука и других пустынных растений.

На основе коллекции сотрудники ВИР, а также других селекционных учреждений создали ценные сорта житняка сибирского, ломкоколосника ситникового, люцерны изменчивой, эспарцета песчаного, пырейника шероховатостебельного, кохии простертой.

Теоретические и практические исследования по физиологии пустынных растений, начатые выдающимся ученым ВИР Н. А. Максимовым (Государственная премия СССР 1929 г. за цикл работ о морозо- и засухоустойчивости), были продолжены в послевоенные годы. Создан цикл методических разработок по оценке засухо- и солеустойчивости образцов коллекции. Использование молекулярных маркеров для оценки солеустойчивости люцерны посевной позволило выявить ген *Sr1k*, контролирующей устойчивость к засолению у люцерны посевной.

Ценность Вавиловской коллекции, в том числе засухо- и солеустойчивых кормовых растений, в связи с текущей потерей биоразнообразия возрастает.

Ключевые слова:

*коллекция кормовых трав
ВИР, засухоустойчивость,
солетолерантность, люцер-
на, молекулярные маркеры*

Поступление:

08.12.2016

Принято:

06.03.2017

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

DOI: 10.30901/2227-8834-2017-1-5-23

ORIGINAL ARTICLE

**N. I. Dzyubenko,
A. V. Bukhteeva, A.
A. Kochegina**

The N. I. Vavilov
All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44, Bolshaya Morskaya str.,
St. Petersburg,
190000 Russia,
e-mail: akochegina@rambler.ru

PERENNIAL AND ANNUAL DROUGHT- AND SALT- RESISTANT FORAGE PLANTS IN THE VAVILOV COLLECTION

Key words:

*VIR collection of forage plants,
drought-resistant forage plants,
drought and salt resistance,
alfalfa, molecular markers*

Received:

08.12.2016

Accepted:

06.03.2017

In the past 100 years' scientists of VIR conducted numerous expeditions to Kazakhstan, the republics of Central Asia, the southern regions of Russia, and to a number of foreign countries. As a result, valuable germplasm was collected, examined and added to the Vavilov collection of global genetic resources of drought- and salt-resistant forage crops and their wild relatives – wheatgrass, Russian rye, drought-resistant species of alfalfa, sweet clover, and others. The 20-year field studies of forage plants at the Aral Experiment Station provided grounds for the division of all plants into 3 groups: with high, medium and low resistance to drought. Twenty sources of drought resistance were identified. The collections of *Haloxylon*, *Kochia prostrata*, *Eurotia*, *Calligonum*, *Camphorosma*, *Artemisia*, *Astragalus*, *Salsola orientalis* and other desert plants were maintained at the Aral Experiment Station *in vivo*.

Breeders from VIR and other breeding centers developed numerous varieties of alfalfa, Siberian wheatgrass, Russian rye, sandy sainfoin, slender wheatgrass, forage kochia.

Theoretical and practical research on the physiology of desert plants started by the outstanding Russian scientist N. A. Maximov (the State Prize of the USSR in 1929 for a series of works on frost and drought resistance) continued in the postwar years. A set of methodological recommendations to evaluate drought and salt resistance of the collection was worked out. Molecular methods for the assessment of salt tolerance levels in alfalfa were applied, and the *Sr1k* gene controlling resistance to salinity was identified.

Введение

В связи с глобальным потеплением климата на нашей планете и усиливающимися процессами аридизации значительной части территории нашей страны интерес к многолетним засухоустойчивым и солеустойчивым кормовым культурам, в особенности растущим на богаре (без полива), возрастает. Особо актуальной для нашей страны эта тематика становится в условиях непрекращающихся экономических санкций, когда забота о продовольственной безопасности государства выходит на передний план.

По степени засушливости на территории Российской Федерации выделены 3 биоклиматические зоны, охватывающие более 160 млн. га: пустынная, полупустынная и сухостепная (Shamsutdinov et al., 2013). Все эти зоны относятся к территориям с аридными условиями. К пустынной биоклиматической зоне общей площадью около 9 млн. га относятся Прикаспий, Черные земли Республики Калмыкия, Кизлярские пастбища Дагестана и прилегающая часть Астраханской области. В полупустынную зону площадью около 45 млн. га входят: часть территории Дагестана, Северной Осетии, Ставропольского края, Калмыкии, Тывы, Бурятии, а также Волгоградской, Оренбургской, Омской, Читинской областей. Сухостепная зона общей площадью более 106 млн. га занимает часть территории Калмыкии, Дагестана, Северной Осетии, Ставропольского края, юг Воронежской, Волгоградской, Ростовской, Оренбургской, Омской, Челябинской и Читинской областей. Коэффициент аридности этих биоклиматических зон соответственно 0,20–0,45; 0,45–0,60; 0,60–0,80. Вероятность сухих и засушливых лет, соответственно, более 30%, более 20–30% и 20–30%. За более чем 100-летний период мобилизации генетических ресурсов многолетних засухоустойчивых кормовых культур и их диких родичей на территории бывшего СССР, а также ряда зарубежных стран ученые ВИР провели изучение ценных морфобиологических признаков ксеро- и галотолерантности многих пустынных кормовых растений в лабораторных и полевых условиях. На опытных станциях ВИР – Приаральской, Астраханской, Кубанской, Среднеазиатском филиале – было выделено 20 источников засухоустойчивости. Шесть сортов ученые ВИР рекомендовали в качестве источников засухоустойчивости многолетних

кормовых культур. Среди них житняк сибирский сорт 'Актюбинский узкоколосый', ломкоколосник ситниковый сорт 'Шортандинский', саксаул черный сорт 'Приаральский 1', которые сочетают признаки засухоустойчивости с зимостойкостью. Сорт 'Актюбинский узкоколосый' образца из Актюбинской области помимо того обладает признаком жаростойкости. Сорт 'Карнабчульский' кохии простертой из образца ферганского каменистого экотипа обладает высокой продуктивностью и засухоустойчивостью. Люцерна изменчивая сорта 'Тибетская' обладает высокой засухоустойчивостью и семенной продуктивностью. Для сельскохозяйственного производства сухостепной и аридной зон были рекомендованы перспективные кормовые культуры и стародавние засухоустойчивые сорта (Vigenin et al., 1988).

При использовании образцов коллекции ВИР были выведены такие популярные засухоустойчивые сорта кормовых культур как люцерна изменчивая 'Аридная', 'Армянская', 'Смуглянка', Вавиловка; эспарцет песчаный – 'Алмаатинский 2' и 'Оренбургский'; ломкоколосник ситниковый 'Шортандинский'; пырейник шероховатостебельный 'Карабалыкский 86'.

Коллекция засухо- и солеустойчивых кормовых растений – часть Вавиловской коллекции. История создания

Изучение засухоустойчивых кормовых растений было начато известным ботаником, заведующим Бюро по прикладной ботанике Робертом Эдуардовичем Регелем в тяжелые военные годы 1914–1915 (Regel, 1915). Бюро было учреждено при Ученой комиссии Главного управления землеустройства и земледелия России в 1894 г., однако его деятельность на первых порах из-за недостаточного финансирования и крайне малого штата сотрудников была только информационной. Регель был назначен директором Бюро в 1905 г., и работа учреждения сильно оживилась. Первый образец кормовых культур – клевер луговой (красный) *Trifolium pratense* var. *foliosum* Bred – был зарегистрирован в коллекции луговых трав в 1907 г. (Dzyubenko N., Dzyubenko E., 2012), а к концу 1914 г. коллекция луговых трав насчитывала 490 образцов. Одним из первых образцов засухоустойчивых кормовых растений был персидский клевер-шабдар. Он был привезен известным ботаником В.

А. Кузнецовым, обследовавшим в середине 20-х годов прошлого века солончаково-степную кормовую растительность воронежской Каменной степи, при- и зауральские территории, а также Сыр-Дарьинскую территорию Туркестана. В. А. Кузнецов работал в Бюро по прикладной ботанике с апреля 1911 г. и описал ряд видов и форм кормовых растений (Pavluhin, Kirillov, 1994). В 1920–30 гг. Владимир Александрович являлся систематиком, географом и экологом, заведующим отделом Института прикладной ботаники и новых культур. В 1926 г. по результатам экспедиционного изучения географического распространения важнейших кормовых видов клевера и люцерны он опубликовал сводку (Kuznetsov, 1926), в которой впервые были составлены ареалы видов люцерны и клевера и доказана первичность происхождения этих культур в Евразии. В. А. Кузнецов явился родоначальником направления исследований новых кормовых культур. Ежегодно он публиковал статьи по новым и вновь вводимым в культуру кормовым растениям: житняк, донник, тефф, дагусса, персидский клевер-шабдар и другим. Работы по изучению засухоустойчивых многолетних кормовых культур и их диких родичей были продолжены в Воронежском степном и Туркестанском полупустынным отделениях. После революции и Гражданской войны требовалось пополнение коллекции. Образцы клевера, донника, люцерны были собраны в разных зонах СССР, для этих целей с 1922 по 1933 г. были предприняты 184 экспедиции. В коллекцию привлекались также зарубежные образцы кормовых растений США, Европы и местных сортов Передней и Центральной Азии.

Первичное изучение образцов коллекции многолетних и однолетних засухоустойчивых кормовых растений в довоенные годы провели сотрудники ВИР на Приаральской опытной станции (Dzyubenko, Kochegina, 2016, pp. 19, 20, 22).

В послевоенные годы из-за утраты части образцов началась интенсивная мобилизация многолетних кормовых растений пустынной флоры и пополнение коллекций. В 1970–1993 гг. ВИР организовал 138 экспедиций, в результате было привлечено 11 038 образцов кормовых растений с территории Европейской части страны, из Сибири и Центральной Азии. Результаты многолетних экспедиций в Казахстан были обобщены в книге «Ресурсы многолетних

кормовых растений Казахстана» (Ivanov, Soskov, Bukhteeva, 1986, by Dzyubenko, Kochegina, 2016, p. 26). К 2015 году коллекция кормовых культур составила более 32 тысяч образцов, в том числе засухоустойчивых растений – более 3 тысяч (Dzyubenko, 2015).

Классификация засухоустойчивых кормовых растений по Н. И. Вавилову

На Всесоюзной конференции по борьбе с засухой в 1931 г. Н. И. Вавилов разделил все многообразие видов и родов растений на три группы: наиболее засухоустойчивые, промежуточные и наименее засухоустойчивые (Vavilov, 1931). В первую группу он отнес такие кормовые культуры, как житняк, серповидную люцерну, донник, овсяницу овечью (типчак), в промежуточную (вторую) группу вошли – костер безостый, эспарцет, люцерна, пырей собачий, пырей американский. В соответствии с планом мобилизации генетических ресурсов засухоустойчивых кормовых культур и их диких родичей, намеченным Н.И.Вавиловым, сотрудники отдела кормовых культур ВИР обследовали территорию бывшего СССР и ряда зарубежных стран и в ходе многочисленных экспедиций собрали ценный материал и создали коллекцию засухоустойчивых кормовых растений. На Приаральской опытной станции ВИР в зоне пустыни за период около четверти века ученые провели агробиологическое изучение более 5 тысяч образцов кормовых культур (в том числе более 700 аридных) на орошении и богаре в условиях полевого опыта. Засухоустойчивость оценивали в баллах, причем были выделены, с учетом высокой продуктивности, следующие три группы (Buzenip et al., 1988):

- в первую группу – засухоустойчивость высокая (7–9 баллов) вошли:

Haloxyton ammodendron (С.А. Мей) Bunge – Саксаул черный (северотуранский и южнотуранский экотипы), используется для создания пастбищезащитных полос;

Krascheninnikovia ewersmanniana (Bor-szcz.) Grub. – Терескен Эверсмanna – пастбищное растение;

Calligonum aphyllum (Pall.) Guerke – Жузгун безлистный – пастбищное растение;

Calligonum caput-medusae Schrenk. – Жузгун голова медузы – пастбищное растение;

Salsola orientalis S.G. Gmel. – Солянка восточная (кейреук) – малораспространенное пастбищное растение;

Camphorosma monspeliaca L. – Камфоросма марсельская (монпельская) – малораспространенное пастбищное растение;

Halothamnus subaphyllus (C.A. Mey) Botsch. – Галотамнус малолитный (чогон) – малораспространенное пастбищное растение;

Salsola Paletziana Litv., *Salsola Richteri* Kar. ex Litv. – Черкезы Палецкого и Рихтера – пастбищное растение;

Astragalus varius S.G. Gmel. – Астрагал изменчивый – пастбищное растение;

Agropyron fragile subsp. *sibiricum* (Willd.) Melderis – Житняк сибирский – пастбищное растение;

Agropyron desertorum (Fish. ex Link) Schult. – Житняк пустынный – сенокосное, реже пастбищное растение;

Agropyron fragile (Roth) Candargy – Житняк ломкий;

Agropyron cristatum (L.) Beauv. – Житняк гребенчатый – сенокосное, реже пастбищное растение;

Festuca valesiaca Gaudin – Овсяница валисская (типчак) – пастбищное растение;

Corispermum orientale Lam. – Верблюдка восточная – однолетнее пастбищное и зерновое растение;

Salsola foliosa (L.) Schrad. – Солянка облиственная – однолетнее зерновое растение;

– *вторая группа – средняя засухоустойчивость* (5–7 баллов), включает:

Medicago coerulea Less ex Ledeb. – Люцерна голубая;

Medicago falcata L. – Люцерна серповидная;

Medicago trautvetteri Sumn. – Люцерна Траутветтера;

Onobrychis tanaitica Spreng. – Эспарцет песчаный;

Melilotus polonicus (L.) Pall. – Донник каспийский;

Psathyroctachys juncea (Fisch.) Nevski – Ломкоколосник ситниковый;

Elytrigia intermedia (Host.) Nevski – Пырей средний;

Lophopyrum elongatum (Host) A.Love – Пырей продолговатый;

Roegneria trachycaulon Nevski – Регнерия шероховатостебельная (пырей бескорневищный);

Elymus sibiricus L. – Волоснец сибирский;

Amaranthus cruentus L. – Амарант багряный, однолетнее растение;

Amaranthus caudatus L. – Амарант хвостатый, однолетнее растение;

Kochia scoparia (L.) Schrad. – Кохия венечная, однолетнее растение;

Trigonella foenum-graecum L. – Пажитник сеной, однолетнее растение.

Три самые засухоустойчивые культуры (*Haloxylon ammodendron*, *Krascheninnikovia ewersmanniana*, *Calligonum aphyllum*) с большим успехом используются при создании пастбищезащитных полос и для укрепления песков.

Коллекция житняка и ломкоколосника ситникового

Базовой площадкой для поддержания и изучения коллекций аридных злаков служила Приаральская опытная станция ВИР, расположенная в Актюбинской области Западного Казахстана. В послевоенные 50-е годы прошлого столетия некоторые станции передали туда образцы своих сборов житняка. Так, Краснокутская селекционная станция передала коллекцию профессора В. С. Богдана. Образцы, собранные еще в начале прошлого столетия, во избежание переопыления были перенесены клонами и высажены на изолированные участки. Они числятся в коллекции как сортотип В. С. Богдана, так как уже многие десятки лет находятся в культуре.

Сбор коллекции житняка и ее первичное изучение в середине 60-х проводили сотрудники станции Ю. И. Кириллов и И. Е. Козуля, а с конца 60-х оценкой коллекции житняка по хозяйственно ценным признакам в течение длительного времени занималась А. В. Бухтеева.

Биологическое изучение образцов житняка на Приаральской опытной станции ВИР на 90 образцах коллекции в условиях пустыни Западного Казахстана в 1969–1971 гг. выполнил В. И. Козырев (Kozyrev, 1972, by Bukhteeva et al., 2016, p. 253). Среди исследованных образцов присутствовали и сортотипы В. С. Богдана.

Виды житняка изучали и в естественных ценозах. Во время экспедиционных маршрутов по Западному Казахстану проводили сбор высокопродуктивных, устойчивых к аридным условиям форм житняка узкоколосого и ширококолосого, затем – морфобиологическое изучение образцов коллекции по продуктивности, соле- и засухоустойчивости и другим хозяйственно цен-

ным признакам с целью дальнейшего использования в качестве исходного материала для селекции. Полевое изучение коллекции житняка в 80-90-е гг. осуществляли сотрудники станции Л. Л. Малышев и М. К. Такаева. По результатам оценки житняка пустынного и житняка сибирского (*Agropyron desertorum* и *A. fragile*) в условиях Северного Приаралья М. К. Такаева и Л. Л. Малышев успешно защитили кандидатские диссертации (Maly'shev, 1997;

Takaeva, 2000, by Bukhteeva et al., 2016, pp. 256, 260).

В 1981 и 1989 гг. были опубликованы два Каталога коллекции мировых генетических ресурсов ВИР «Житняк» (Bukhteeva, 1981; Bukhteeva et al., 1989, by Bukhteeva et al., 2016, p. 251). В последнем издании была представлена подробная биоморфологическая характеристика 92 образцов коллекции житняка, а также разработана их подробная эколого-географическая классификация



Рис. 1. Житняк ломкий на восточном побережье Каспийского моря, 1969. Фото А. В. Бухтеевой.

Fig. 1. Siberian wheatgrass on the eastern coast of the Caspian Sea, 1969. Photo by A. V. Buhteeva.

Многие виды кормовых злаков имеют кариологические расы. Была проведена оценка уровней пloidности 219 образцов житняка из коллекции ВИР сотрудниками Казахстанского НИИ лугопастбищного хозяйства Е. М. Шахановым и Р. Г. Ушаковой. В отделе кормовых культур ВИР (А. В. Бухтеева) изучали экологическую приуроченность выделенных кариологических рас (Bukhteeva, 1988). При нанесении на карту образцов обнаружилось, что каждая кариологическая раса заняла свой обособленный ареал, что подтвердило идею о дивергенции диплоидных и тетраплоидных рас житняка. Оказалось, что диплоидная разновидность приурочена к районам с экстремаль-

ным проявлением климатических факторов (Прикаспий, Причерноморье и Западный Казахстан), тетраплоидная – к остальным районам степной зоны. Различия растений разных кариологических рас были оценены как экотипические, значимые таксономические различия отсутствовали. Идея о приуроченности диплоидных рас к более экстремальным условиям среды по сравнению с тетраплоидными расами требует дальнейшего изучения на других видах злаковых и бобовых растений.

Результаты многолетних исследований коллекции житняка коллектив отдела генетических ресурсов многолетних кормовых культур ВИР обобщил в монографии «Ге-

нетические ресурсы житняка *Agropyron Gaertn.*» (Bukhteeva et al., 2016).

Среди лучших сортов станции, созданных ее сотрудниками для выращивания на богарных участках, следует отметить житняк сибирский 'Актюбинский узкоколосый' и 'Актюбинский ширококолосый'. Эти сорта остаются актуальными и в наше время. Житняк сибирский, несмотря на свои высоко засухоустойчивые свойства, является также весьма экологически пластичным растением. Он активно продвигается в западном направлении (в природе и культуре), увеличивая при этом свою мощность и продуктивность. Селекционеры уже оценили это свойство и создали новые сорта для районов, где житняк прежде не произрастал. Так, в Орловской области селекционеры Орловского ГАУ создали новый сорт житняка сибирского 'Викровт'. Коллекции житняка и ломкоколосника ситникового пополнялись в течение ряда лет и в настоящее время насчитывают: коллекция житняка – более 800 образцов, ломкоколосника ситникового – около 200.

Коллекция бобовых: люцерна, донник, эспарцет, астрагал

В отделе кормовых культур Приаральской опытной станции ВИР многолетнее изучение образцов коллекции многолетних трав люцерны и донника проводилось с начала 1960-х гг. под руководством А. И. Иванова. Им были выделены жаростойкие и солевыносливые сорта и образцы, отзывчивые на орошение. Кроме того, для условий богары были рекомендованы засухоустойчивые и зимостойкие образцы. Результаты многолетних исследований люцерны на Приаральской опытной станции были обобщены в монографии А. И. Иванова «Люцерна», (Ivanov, 1980) и книге «Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана» (Ivanov, Soskov, Bukhteeva, 1986, by Dzyubenko, Kochegina, 2016, p. 26).

В ВИРе уделялось большое внимание проблеме повышения семенной продуктивности люцерны. Совместно с отделом Цитологии и анатомии ВИР был разработан цикл методических указаний: «Проведение самоопыления, гибридизации, учета самофертильности и автотриппинга у люцерны» (Ivanov, Dzyubenko, Bukhteeva, 1982). «Отбор растений люцерны с высокой плодovitостью завязей» (Orel et al., 1985), «Экспресс-методы определения фертильности зародышевых мешков люцерны» (Orel et al.,

1988), «Способ выделения и характеристика типов растений с полной женской стерильностью у люцерны» (Orel et al., 1991. В отделе проводилось многостороннее изучение культивируемой люцерны, данной культуре посвящены многие диссертационные работы, защищенные в отделе ГР многолетних кормовых культур (Lubenets, 1953; Ivanov, 1977; Dzyubenko, 1983, 1995; Duk, 1989; Maly'sheva, 1997).

В настоящее время коллекция многолетних видов люцерны насчитывает более 4700 образцов, однолетних – более 800 образцов. Адаптированными к аридным условиям являются следующие виды: *Medicago varia* T. Martyn, *Medicago sativa* L., *Medicago difalcata* Sinsk., *Medicago trautvetteri*, *Medicago caerulea*, *Medicago falcata*, *Medicago tianshanica* Vass. Все они предназначены для пастбищного использования и представлены в коллекции. Среди лучших сортов, созданных сотрудниками Приаральской опытной станции, – люцерна 'Тибетская', 'Приаральская'. Коллекция донника насчитывает свыше 1200 образцов. Важное значение имеет вид, адаптированный к аридным условиям – *Melilotus dentatus* (Waldst. et Kit.) Pers. Актуальной является тема «Скрининг видовой разнообразия донника на устойчивость к хлоридному засолению» (Dzyubenko et al., 2017, in print). Коллекция эспарцета включает свыше 100 образцов. Коллекция астрагала насчитывает 48 видов и около 200 образцов. Семь видов относятся к засухоустойчивым. Среди них астрагал шершавый (*Astragalus asper* Jacq), астрагал песчанодревесный (*A. ammodendron* Bunge), астрагал короткозубый (*A. brevidens* Freyn et Sint.), астрагал коротконогий (*A. brachypus* Schrenk), астрагал эспарцетовый (*A. onobrychis* L.), астрагал понтийский *A. ponticum* Pall., астрагал бороздчатый (*A. sulcatus* L.).

Коллекция аридных растений: кохии простертой, терескена, камфоросмы, кейреука, полыни, жузгуна, саксаула и других

Изучение кохии простертой (прутняка, изеня) в крайне жестких аридных условиях Приаральской опытной станции ВИР в естественных злаково-полынных пастбищах и сенокосах песчаного массива Большие Барсуки было начато в 1935–1936 гг. М. С. Коликовым (Kolikov, 1939, by Dzyubenko, Kochegina, 2016, p. 28).

С 1969 г. ВИР приступил к созданию коллекции кохии простертой и других рас-

тений пустынной флоры в условиях Приаральской опытной станции, на светлокаштановых супесчаных почвах. В создании и оценке образцов коллекции принимали участие сотрудники ВИР заведующий отделом кормовых культур ВИР П. А. Лубенец, директор Приаральской опытной станции Н. И. Дзюбенко, профессор Ю. Д. Сосков. Коллекция сохранялась в живом виде. По результатам этих исследований были опубликованы два каталога ВИР (Soskov, 1974; Soskov, Semushina, 1981, by Dzyubenko, Soskov, 2014, pp. 279, 280), а также монография Н. И. Дзюбенко, Ю. Д. Соскова «Генетические ресурсы кохии простертой *Kochia prostrata* L. Shrad.» (Dzyubenko, Soskov, 2014).

В 1969–1973 гг. Казахской экспедицией ВИР было собрано 147 образцов кохии простертой для изучения в условиях коллекционного питомника, а в последующие 20 лет коллекция пополнилась еще более чем 250 образцами и стала насчитывать свыше 400 образцов (рис. 2).

Агробиологическое изучение проводилось на питомниках в течение 5–7 лет по методике отдела кормовых культур ВИР (Lubenets et al., 1973; Ivanov et al., 1985). Т. А. Турганова (Turganova, 1973, 1974, by Dzyubenko, Soskov, 2014, p. 281), защитившая диссертацию под руководством профессора П. А. Лубенца по теме «Изучение дикорастущих образцов кохии простертой в условиях Северного Приаралья», использовала 30 образцов, в том числе образцы из Западного Казахстана, Южного Прибалхашья, Южных Кызыл-Кумов и Ферганской долины, а также из Прикаспийской низменности и Средней Волги. Наиболее продуктивными и устойчивыми оказались местные дикорастущие образцы прутняка из Уральской и Актюбинской областей. В среднем за два года урожай зеленой массы составил 136–218% к стандарту. Кроме того, были выделены раннеспелые, засухоустойчивые, устойчивые к грибным болезням образцы с высоким содержанием сырого белка и другими хозяйственно ценными признаками.

В 1981–1984 гг. сравнительное изучение по 12 признакам 41 образца кохии простертой, относящихся к 8 экотипам, проводил Ю. Д. Сосков. В условиях богары Северного Приаралья превзошли стандарт (к-105, местный образец аральского супесчаного экотипа): по высоте растений – калмыцкий

песчаный экотип, по кустистости – ферганский каменистый, по облиственности – северотуранский солонцовый (58,0%), по урожайности воздушно-сухой кормовой массы и семян – калмыцкий песчаный, по массе 1000 семян – южноказахстанский песчаный. По данным двухлетнего изучения по содержанию питательных веществ (белок, клетчатка, БЭВ) экотипы мало различались. Отмечено высокое содержание аминокислот – лизина, лейцина, изолейцина, фенилаланина, валина, гистидина и аргинина – одинаковое с клевером луговым или близкое к нему. Аланина, который связан с засухоустойчивостью, на 50% больше, чем в клевере луговом. Наибольшее содержание жира отмечено у калмыцкого песчаного экотипа (7,6% на а.с.в.).

Казахские ученые (Habdolda et al., by Dzyubenko, Soskov, 2014, p. 281) в северотуранском каменистом экотипе обнаружили сверхконцентрацию (0,4% на а.с.в.) гормоноподобного вещества экистерона, наличием которого объясняются нажировочные свойства корма из кохии. Кроме того, экистерон проявляет свойства надгормонального регулятора, и может использоваться как программируемый включатель и выключатель генов, а также в качестве плазмидного вектора системы клонирования наследственной информации. Все это открывает новые перспективы для применения этого уникального растения не только в сельском хозяйстве, но и в молекулярной биологии, генной инженерии и медицине.

Терескен обыкновенный и терескен Эверсмана – *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. и *Krascheninnikovia ewersmanniana* – очень ценные кормовые полукустарники, так же, как и кохия простертая, относящиеся к сем. Chenopodiaceae Vent. (рис. 3). Терескен принадлежит к группе ксерогалофитов. Он устойчив к засухе и к сульфатному засолению, менее устойчив – к сульфатно-хлоридному, а к хлоридному имеет жесткие ограничения: при концентрации NaCl выше 0,2% его действие крайне губительно. Как и прутняк, терескен по фотосинтезу относится к группе C₄ растений, очень экономно расходующих влагу и имеющих высокую продуктивность фотосинтеза. Растения быстро отрастают весной и накапливают большой запас ценного высокобелкового корма для скота.



Рис. 2. Северотуранский солонцовый экотип кохии простертой. Казахстан, Актыубинская область, г. Челкар, Приаральская опытная станция ВИР.

Фото Ю. Д.Соскова, 1989.

Fig. 2. North Turanic solonetz ecotype of *Kochia prostrata* (to the right) growing at VIR's Aral Experiment Station in Chelkar, Aktyubinsk Province, Kazakhstan.

Photo by Yu. D. Soskov, 1989.

По сравнению с прутняком терескено-вый корм относится к более грубым кормам. Наличие крапчатости в обкладках сосудистых пучков кохии простертой позволило отнести его в группу слабо специализированных эуксерофитов, а терескен – к неспециализированным эуксерофитам. Терескен служит превосходным фитомелиорантом, часто используется для закрепления эродированных и подверженных процессам опустынивания почв. Поздней осенью 1972 г. на Приаральской опытной станции ВИР был заложен питомник сравнительного комплексного изучения терескена обыкновенного на богаре. Наблюдения проводили по 12-ти признакам в 1972–1979 гг.: 6-ти агробиологическим (5-летний период) и 6-ти химическим (3 года). В конце опыта полные наблюдения были получены по 49 образцам терескена обыкновенного, относящимся к трем экотипам. Терескен Эверсманна (36 образцов) наблюдали в 1987–1989 гг. Образцы обоих видов терескена отличались повышенной устойчивостью к болезням и вредителям, имели 100% зимостойкость и высокие показатели продуктивности. По результатам исследований

коллекции жузгуна профессором Ю. Д. Сосковым была опубликована систематическая монография по афро-азиатскому роду жузгун – *Calligonum* (сем. Polygonaceae Lindl. – гречишные). (Soskov, 2011, by Dzyubenko, Kochegina, 2016, p. 29) Автор провел глубокий анализ происхождения и центров формирования видового и внутривидового разнообразия. Виды этого рода имеют важнейшее значение для аридных областей Средней и Центральной Азии как фитомелиоративные и кормовые растения. Уже в наше время появляются новые засухо- и солеустойчивые сорта на основе жузгуна безлистного – *C. aphyllum*. Было проведено комплексное пятилетнее агробиологическое изучение образцов коллекции жузгуна в условиях Приаральской опытной станции ВИР, представляющих основные виды и межвидовые гибриды, населяющие пустыни Средней Азии, Казахстана и РФ. Для селекции в северной подзоне пустынь были выделены перспективные образцы жузгуна с рядом хозяйственно ценных признаков: с высокой зимостойкостью (100%) – *C. acantho-pterum* Borszcz. из Кызыл-Ординской (к-190, к-191), *C. × densum* Vog-

szcz. из Джамбулской (к-79, к-80, к-81, к-82), *C. rubicundum* Bunge из Восточно-Казахстанской (к-173), *C. × spinulosum* Drob. из Джамбулской (к-77) и Кызыл-Ординской (к-193) областей.

Изучение механизмов засухо- и соле- и морозоустойчивости. Оценка образцов

коллекции засухоустойчивых кормовых растений лабораторными методами (история и современность)

Для аридных кормовых растений наиболее ценными агробиологическими свойствами являются засухоустойчивость и галотолерантность.



Рис. 3. Заросли терескена Эверсмманна *Krascheninnikovia ewersmanniana* на Северном чинке Устюрта, в Северном Приаралье. Фото Н. И. Дзюбенко, 2003.

Fig. 3. Thickets of *Krascheninnikovia ewersmanniana* at the North Ustyurt chink in the North Aral Sea Region. Photo by N. I. Dzyubenko, 2003.

Ученые ВИР всегда уделяли этим исследованиям первостепенное внимание. В 1920 г. Бюро, переименованное в Отдел по прикладной ботанике и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета, возглавил Н. И. Вавилов, организовавший стройную систему изучения кормовых растений, в том числе засухоустойчивых. Важным звеном в ней явилась организация Центральной генетической и селекционной станции в Детском Селе в 1921 г., где соратники Н. И. Вавилова провели фундаментальные исследования засухоустойчивости пустынных растений, в том числе кормовых. Огромный вклад в развитие теории и практики физиологии пустынных растений внес выдающийся ученый, заведующий агрометеорологическим сектором ВИР профессор Н. А. Максимов.

В 1923 г. по инициативе Н. И. Вавилова во Всесоюзном институте растениеводства была организована лаборатория физиологии растений, первым руководителем которой был назначен Н. А. Максимов. В докладе, сделанном им на научном совете Ин-

ститута опытной агрономии в ноябре 1923 г., среди основных задач лаборатории были сформулированы глубокие исследования таких важных признаков, как морозоустойчивость и засухоустойчивость. Для выполнения поставленных задач новый руководитель привлек к работе молодых ученых И. И. Туманова, в последствии члена-корреспондента АН СССР, Ф. Д. Сказкина, в дальнейшем академика Академии педагогических наук, В. И. Разумова, в последствии члена-корреспондента ВАСХНИЛ, Т. В. Олейникову, в дальнейшем доктора биологических наук, и многих других (Razumov et al., 1968; Pavluchin, 1994).

В период с 1924 по 1935 гг. теория засухоустойчивости, сформулированная Н. А. Максимовым и И. И. Тумановым, бурно развивалась. В 1926 г. вышла в свет монография Н. А. Максимова «Физиологические основы засухоустойчивости растений», получившая большую известность за рубежом (Maximov, 1926).

В начале XX века в биологии господствовала теория засухоустойчивости А. Шимпера, в которой основным признаком засухоустойчивости считалась ксероморфная структура растения. Степень засухоустойчивости определялась по интенсивности транспирации, причем считалось, что у ксерофитов интенсивность транспирации должна быть пониженной. Н. А. Максимов обосновал и провел эксперименты по изучению завядания растений в лабораториях ВИР в Детском Селе, доказавшие, что в основе засухоустойчивости, как и морозостойкости, лежат физико-химические процессы состояния протоплазмы клеток пустынных растений. Главным звеном в механизме засухоустойчивости оказалось осмотическое давление клеточного сока, а не транспирация, как было принято считать ранее. У многих ксерофитов интенсивность транспирации была выше, чем у мезофитов (Maximov, 1917, 1926, 1931, 1952, by Dzyubenko, Soskov, 2014, p. 274). Как отмечал Н. А. Максимов (Maximov, 1952, by Dzyubenko, Soskov, 2014), осмотическое давление у ксерофитов всегда больше, чем у мезофитов. У растений засушливых мест обитания осмотическое давление выше, причем наблюдается прямая зависимость: чем меньше запасы влаги, тем выше осмотическое давление. Например, кохия простертая относится к растениям более ксерофильного характера, поскольку завядание у нее начинается при потере 30–40% всей содержащейся в ней воды, а, например, недотрога завядает уже при потере 1–2% влаги. Почвы пустынь, из-за процессов выветривания и недостаточного вымывания образующихся солей, всегда оказываются засоленными, поэтому растениям приходится преодолевать осмотическое давление почвенного раствора. Это еще одна из причин высокого осмотического давления растений аридной зоны. По данным Н. А. Максимова, осмотическое давление у кохии простертой в два раза больше, чем у люцерны. Опыты И. И. Туманова, проведенные в 1926–1928 гг. (Razumov et al, 1968), показали, что под влиянием условий среды анатомические признаки растений могут изменяться. Растения, выращенные в условиях недостаточного увлажнения, имеют более ксероморфное анатомическое строение. Степень ксероморфности тканей зави-

сит главным образом от продолжительности обезвоживания клеток. Как и у ксерофитов, интенсивность транспирации у таких растений была высокой. При изучении явления завядания у засухоустойчивых и неустойчивых форм культурных растений было показано, что растения, перенесшие завядание, становятся более засухоустойчивыми. Важной тематикой было изучение влияния атмосферной засухи, для чего была сконструирована в лаборатории специальная сушевая установка, которую удалось эвакуировать в годы Великой Отечественной войны из Детского Села, оккупированного гитлеровскими войсками.

Теория засухоустойчивости Н. А. Максимова получила всеобщее признание в нашей стране и за рубежом и явилась фундаментом для развития агроэкологической физиологии растений. За свои разработки Н. А. Максимов в 1929 г. был удостоен Государственной премии СССР. Изучение засухоустойчивости кормовых растений было развернуто не только в стенах ВИР, но и на многочисленных опытных станциях. Исследование засухоустойчивости и водного режима растений в 1932 и 1933 гг. были продолжены физиологами на Среднеазиатской и Степной опытной станциях. Фундаментальные теоретические и практические исследования по изучению засухоустойчивости были выполнены на Репетекской песчано-пустынной станции, где ученые изучали псаммофиты песчаной пустыни Каракум (by Dzyubenko, Kochegina, 2016, pp. 11, 12) и в Азербайджанском отделении ВИР на Апшеронском полуострове. После ухода Н. А. Максимова с поста заведующего лабораторией физиологии ВИР в 1933 г. эту работу возглавил И. И. Туманов. В 1940 г. он опубликовал монографию «Физиологические основы зимостойкости культурных растений» (Tumanov, 1940), выполненную на основе исследований, проведенных на Хибинской опытной станции ВИР на Кольском полуострове, а также на Степной, Кубанской, Среднеазиатской опытных станциях. Изучение засухо- и солеустойчивости пустынных и полупустынных растений было продолжено в последующие послевоенные годы. Особенно интенсивно эта работа проводилась с середины 60-х годов прошлого века, когда штат лаборатории физиологии

был значительно увеличен. Это позволило организовать в ВИР три лаборатории, занимающихся вопросами физиологии растений: лабораторию устойчивости растений к морозу, засухе, засоленности почвы; роста и развития сельскохозяйственных растений; фотосинтеза культурных растений. Сотрудниками лаборатории устойчивости растений под руководством доктора биологических наук, профессора Г. В. Удовенко в течение нескольких десятилетий проводили фундаментальную разработку методов и приемов диагностики уровня устойчивости растений к различным стрессорным воздействиям: засухе, жаре, засолению и низким температурам (Udovenko et al., 1970, 1976; Udovenko, 1977). В дальнейшем коллективом физиологов было создано методическое руководство «Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям» (Drozdov et al., 1988), на основе которого были разработаны методические рекомендации для оценки устойчивости многолетних кормовых растений.

Так, изучением коллекции многолетних кормовых злаков – житняка и новой культуры ломкоколосника ситникового – в течение многих лет занималась А. В. Бухтеева, старший научный сотрудник отдела ГР многолетних кормовых культур. Изучению водного режима и некоторых других биологических свойств видов житняка была посвящена ее статья «О засухоустойчивости житняка сибирского и житняка гребневидного» (Bukhteeva, 1971, by Bukhteeva et al., 2016, p. 250). Сотрудники отдела кормовых культур ВИР во главе с заведующим отделом, доктором сельскохозяйственных наук, профессором П. А. Лубенцом, а также специалисты А. И. Иванов, Ю. И. Кириллов, Н. А. Мухина, А. В. Бухтеева и другие разработали «Методические указания изучения коллекции многолетних кормовых культур» (Lubenets et al., 1973; Ivanov et al., 1985 by Dzyubenko, Soskov, 2014, pp. 274, 271). Водный дефицит определялся методом завядания, а жаростойкость – по степени проницаемости протоплазмы для электролитов. Устойчивость популяций житняка к засухе оценивалась по способности растений удерживать воду при длительном завядании, выдерживать глубокое обезвоживание тканей и затем восстанавливать запас воды. Было

установлено, что наибольшая водоудерживающая способность свойственна молодым растениям, которые не только восстанавливают потерянный запас воды, но даже превышают его за счет восполнения водного дефицита, имевшегося у них ко времени начала опыта. К моменту цветения она значительно снижается. У популяций житняка гребневидного различия в водоудерживающей способности постепенно уменьшаются от фазы колошения к созреванию семян. У житняка сибирского эти различия очень резко уменьшаются при переходе растений к цветению. Популяции житняка сибирского, хотя существенно и различаются по устойчивости к засухе, но различия между ними не так велики, как между популяциями житняка гребневидного. В составе испытанных образцов у обоих видов имеются как устойчивые, так и неустойчивые к засухе образцы. Эти исследования позволили составить глазомерную шкалу определения реакции растений на засуху, которая была включена в вышеуказанные методические указания. Результаты испытания образцов видов житняка и ломкоколосника ситникового на устойчивость к засолению и засухе были опубликованы в совместной разработке сотрудников нескольких отделов ВИР: Л. А. Семушиной, А. В. Бухтеевой, А. Г. Морозовой (Semushina et al., 1978). Было выяснено, что ксероморфизм у житняка проявляется слабо, но растения при значительном содержании хлора (до 0,145%) в корнеобитаемом слое развиваются вполне нормально. При этом житняк выдерживает весьма значительное засоление. Некоторые популяции житняка концентрируют до 1/3 солей в корнях (образец к-37513), другие – преимущественно в надземной массе (образец к-37510). Большое количество солей в органах растений свидетельствует об их способности к рассолению почвы. Популяции житняка солонцовых местообитаний представляют собой ценный исходный материал с закрепленным свойством солеустойчивости, который можно отобрать непосредственно из естественных условий засоленных местообитаний. Но более эффективно произвести оценку коллекции на этот признак в сочетании с лабораторными методами и таким образом выявить исходный материал, который бы сочетал свойство

устойчивости с высокой продуктивностью зеленой массы и семян. У всех трех видов житняка обнаруживаются как высокоустойчивые, так и слабоустойчивые популяции.

В 1990 г. были изданы методические указания «Определение засухоустойчивости многолетних кормовых злаков по депрессии роста проростков в растворах осмотиков», разработанные Н. Давуд под редакцией доктора с.-х. наук В. И. Буренина, кандидата биологических наук Н. Н. Кожушко. Автор применил модификацию метода прорастания семян в растворе сахарозы для оценки засухоустойчивости кормовых злаков житняка и костреца безостого (Daud, 1990). Образцы ранжировали по группам засухоустойчивости в зависимости от степени снижения длины главного корешка при прорастании в растворе сахарозы по сравнению с контролем (на воде) и сравнивали со стандартом. Экспериментально было установлено, что образцы житняка и костреца дифференцировались по засухоустойчивости наиболее четко при концентрации 14% (осмотическое давление 1,2 МПа).

Исследования по засухоустойчивости кохии простертой в ВИР были выполнены Н. С. Цибковской и С. Х. Хусаиновым (Cibkovskaya, Khusainov, 1987, by Dzyubenko, Soskov, 2014, p. 282). Авторы разработали методику определения засухоустойчивости образцов кохии простертой в лабораторных условиях по всхожести семян в 14,9% растворе сахарозы для первичной оценки засухоустойчивости на ранних этапах развития растений. В результате выделены четыре группы засухоустойчивости: I – высокоустойчивые, прорастание семян по нижней границе доверительного интервала, выше 75%; II – устойчивость выше средней, прорастание – 51–75%; III – среднеустойчивые, прорастание – 26–50%; IV – неустойчивые, прорастание – 0–25%.

Высокая степень засухоустойчивости выявлена у образца к-530 из Алма-Атинской области (*северотуранский каменистый* экотип); устойчивость выше средней – у образца к-431 из Ставропольского края (*северотуранский каменистый* экотип) и образца к-120, также из Ставропольского края (*калмыцкий песчаный* экотип). Средняя устойчивость к засухе выявлена у образца к-99 из Кзыл-Ординской области

(*аральский супесчаный* экотип), к неустойчивым отнесен образец к-6 из Актюбинской области (*северотуранский каменистый* экотип). Кроме того, в камеральных условиях определена засухоустойчивость у 15 образцов *аральского супесчаного* экотипа и семи – у *аральского песчаного* экотипа (Cibkovskaya, Khusainov, 1987, by Dzyubenko, Soskov, 2014, p. 282). Среди них выявлено 9 высоко- и среднеустойчивых образцов *аральского супесчаного* и 6 – *аральского песчаного* экотипов из Актюбинской области. У 86% проанализированных способом проростков образцов отмечена прямая связь засухоустойчивости с солеустойчивостью. Высокая засухоустойчивость кохии простертой объясняется глубоко проникающей корневой системой, приспособленной к использованию влаги конденсационных горизонтов (Dzyubenko, Soskov, 2014), а также морфофизиологическими особенностями и принадлежностью ее к кохидному С4 типу фотосинтеза. Большинство засухоустойчивых образцов являются одновременно и солеустойчивыми. Оценка солеустойчивости кохии простертой способом проращивания семян изучали Л. А. Семушина и А. Г. Морозова (Semushina, Morozova, 1975, 1979, by Dzyubenko, Soskov, 2014, p. 278). Были выделены группы устойчивости к засолению: I – слабоустойчивые, процент (%) к контролю от 0 до 30; II – среднеустойчивые, 31–60; III – устойчивые, свыше 60%. Авторы проводили определение предельных концентраций растворов солей, при которых семена кохии простертой и других пустынных кормовых растений еще прорастают. Для кохии таким пределом оказалось засоление 20–25 атм. Солеустойчивость кохии оказалась выше, чем у кейреука и камфоросмы, житняка и ломкоколосника, но ниже, чем у саксаула, семена которого прорастали даже при засолении 30 атм и выше (Semushina, 1981). В порядке убывания солеустойчивости в ряду пустынных кормовых растений они располагались следующим образом: *саксаул, кохия, кейреук, камфоросма, ломкоколосник, житняк*. В 1981 г. ученые изучали солеустойчивость 153 образцов кохии простертой, относящихся к 9 экотипам (Soskov, Semushina, 1981, by Dzyubenko, Soskov, 2014, p. 280). Высокоустойчивые к засолению образцы были обнаружены у 3-х эко-

типов: аральского супесчаного, аральского песчаного и тьяншанского глинистого. В изученном северотуранском солонцовом экотипе не было высокоустойчивых к засолению образцов. Наибольшее количество устойчивых к засолению образцов найдено среди аральского супесчаного экотипа. Среднеустойчивыми к засолению оказались образцы, относящиеся к южноказахстанскому песчаному, ферганскому каменистому и северотуранскому солонцовому экотипам. Образцы, собранные в местах сильного засоления, и в лабораторных условиях сохраняли высокую солеустойчивость.

Изучение солеустойчивости люцерны

Естественным полигоном для изучения солеустойчивости бобовых культур послужила зона экологического бедствия Аральского моря. Отделом ГР многолетних кормовых культур ВИР за последние 20 лет было проведено более 10 экспедиций по изучению и сбору растений, прошедших естественный отбор на соле- и засухоустойчивость. Так, солеустойчивые образцы люцерны посевной, солеустойчивые и корнеотпрысковые формы ценного вида люцерны *M. trautvetteri*, а также других дикорастущих видов бобовых растений были собраны в районе экстремального засоления Северного Приаралья. На территории Казахстана произрастает более 100 многолетних дикорастущих бобовых растений, из них 32 вида являются экономически значимыми, а 12 наиболее адаптированы к почвенно-климатическим условиям зоны экологической катастрофы Аральского моря. Были выявлены территории с высоким уровнем засоления почв, на которых сосредоточено большое видовое и внутривидовое разнообразие дикорастущих видов бобовых растений из родов *Medicago* L., *Astragalus* L., *Melilotus* Adans и других. В район обследования входили также горы Мугоджары, плато Устюрт. Обследование показало, что в этом районе находится мощный очаг интрогрессивной гибридизации. В очаге соприкасаются ареалы видов *Medicago coerulea*, *M. sativa* (культурные и сорно-полевые формы), *M. falcata*, *M. difalcata* Sinsk. (Dzvubenko et al., 2001a, b). Популяции *M. trautvetteri* расселены в обширном ареале *M. falcata* и зачастую произрастают в одном фитоценозе рядом с другими видами, в этом случае наблюдается процесс гибридизации. Гибриды по фе-

нотипу напоминают *M. varia*, их идентификация в полевых условиях вызывает трудности. Чистые популяции *M. trautvetteri* с диплоидным набором хромосом, произошедшие от спонтанного скрещивания диплоидных видов *M. coerulea* и *M. difalcata*, встречаются чрезвычайно редко (имеют точечные ареалы) в местах сильной естественной изоляции вблизи очагов интрогрессии. Среди маркерных признаков этих популяций – выровненность по синецветковости и ряд других. В результате обследования 87 участков *M. trautvetteri* была обнаружена на 39 участках (45,9%). Был выделен 51 участок с повышенным засолением почв от 0,3 до 17,0 мд [1:5], среди которых на 29 участках была обнаружена *M. trautvetteri*. Кроме того, на пяти участках с максимальным засолением от 6,0 до 15,0 мд [1:5] растения росли и развивались без явных признаков угнетения. Для засоленных почв аридной и других зон возделывания был собран ценный исходный материал для селекции сортов люцерны пастбищного типа.

На протяжении почти двадцати лет проводятся совместные исследования ВИР и ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии по солеустойчивости и созданию новых высокопродуктивных и высокоустойчивых к засолению сортов многолетних кормовых культур при использовании умеренного галотолерантного вида многолетних бобовых растений *Medicago sativa*. Сборы в природных популяциях люцерны и ее симбионтов, проведенные совместно с ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии (Roumiantseva et al., 2015; Belova et al., 2005), позволили установить, что микросимбионты, образованные при взаимодействии клубеньковых бактерий *Sinorhizobium meliloti* с растением-хозяином люцерной посевной существенно повышают устойчивость растений к этому стрессовому фактору. Был выявлен значительный полиморфизм штаммов по локусам *het*-генов, вовлеченных в механизм формирования солеустойчивости у ризобий. Отбор симбиотических пар, проявляющих повышенную солеустойчивость, проводится по признаку контрастной специфичности. Использованный подход комплексного анализа генотипических и симбиотических признаков микро- и макросимбионтов позволяет отбирать высокоэффективные симбиотические системы, устойчивые к действию стресс-факторов. По результатам сбора почвенных

образцов, содержащих ризобиум в зоне Приаралья сотрудниками ВИР, во ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии была создана коллекция штаммов микроорганизмов азотфиксирующих бактерий (Ibragimova et al., 2006).

Другое современное направление изучения физиологических механизмов галотолерантности растений – использование молекулярного маркирования генов, определяющих устойчивость к солевому стрессу (Dzyubenko et al., 2010, by Dzyubenko, Kochegina, 2016, p. 29). Так, для люцерны посевной *Medicago sativa* был выявлен ген *Srlk*, контролирующий устойчивость к засолению, проведено его молекулярное маркирование (Dzyubenko et al., 2011; Vishnevskaya et al., 2014). Реакция растений на абиотический стресс включает три этапа: распознавание стрессовой ситуации рецепторными белками, встроенными в клеточную мембрану; передача сигнала о воздействии неблагоприятных факторов; активация экспрессии генов, обеспечивающих ответную защитную реакцию.

Для модельного бобового растения *M. truncatula* Gaertn. опубликована нуклеотидная последовательность гена *Srlk* (salt-induced receptor-like kinase), который играет ведущую роль на первых двух этапах механизма генетического контроля солеустойчивости. Этот ген кодирует сигнальный белок RLK – рецепторную протеинкиназу (receptor-like protein kinase), встроенную в клеточную мембрану. Далее белок RLK передает сигнал о повышенной концентрации ионов Na в межклеточном пространстве посредством *Srlk* в цитоплазму клетки. На третьем этапе происходит активация экспрессии генов, обеспечивающих каскад биохимических процессов по ответной защитной реакции на солевой стресс. Мутации в структурной части *Srlk* изменяют последовательность аминокислот гена или приводят к стоп-кодонам (TILLING *Srlk*-mutants). Метод молекулярной генетики, получивший название по первым буквам английского названия «TILLING» (Targeting Induced Local Lesions in Genomes) – новый метод «обратной» генетики, работающий по принципу «от генотипа к фенотипу» – поиск индуцированных локальных нарушений в геномах. Эти изменения в условиях солевого стресса достоверно и существенно изменяют длину, массу корней, массу надземной части растения, способность растения к образованию клубень-

ков. Бобовые растения имеют сходную организацию генома, поэтому данные, полученные для модельного растения *M. truncatula*, были положены в основу при изучении естественного полиморфизма нуклеотидной последовательности гена *Srlk* у различных видов *Medicago* из коллекции ВИР. Для оценки устойчивости к засолению исследовали образцы люцерн разного происхождения – посевной (сорт ‘Надежда’), к-40812, к-25782 (сорт ‘Тибетская’); изменчивой к-27062 (сорт ‘Северная гибридная’); посевной дикорастущей к-8958, к-33743; Траутфеттера дикорастущей к-38553, к-35023; серповидной дикорастущей к-1674, к-440050, к-36748; голубой дикорастущей к-12821, к-36116.

Был осуществлен поиск сходной нуклеотидной последовательности гена *Srlk*, опубликованной для модельного объекта *M. truncatula*, для вида *M. sativa* в базе данных TIGR Plant Assemblies. В геноме *M. sativa* была выявлена единственная достоверно сходная последовательность CO515446, кодирующая рецепторную протеинкиназу, процент сходства которой с геном *Srlk* для *M. truncatula* составил 97%. Это свидетельствует о консервативности гена *Srlk* среди видов *Medicago*. На этой основе была сконструирована серия геноспецифичных праймеров (коротких одноцепочечных фрагментов нуклеиновой кислоты, комплементарных ДНК-матрице, используемых для затравки) для использования в полимеразно-цепной реакции с геномной ДНК различных видов люцерны. Фрагмент последовательности гена *Srlk* был проанализирован у 12 образцов *M. sativa*, при этом было выявлено 30 нуклеотидных замен (SNP Single nucleotide polymorphism), 19 из которых продемонстрировали полиморфизм у различных образцов. Для сортов ‘Тибетская’ и ‘Надежда’ выявлены три несинонимичных SNP, отличающие их от остальных генотипов, изменяющих аминокислотный состав кодируемого белка, что может иметь особую важность при создании солеустойчивых сортов люцерны. Выявленные SNP, приводящие к изменению аминокислотной последовательности рецепторной киназы у солеустойчивых и солечувствительных сортов важны для создания на их основе CAPS-маркеров (cleaved amplified polymorphic sequence – расщепленные амплифицированные полиморфные последовательности)

для молекулярного маркирования генов солеустойчивости.

Международная деятельность

Результаты изучения ресурсов многолетних кормовых культур были представлены на международной арене в виде статей, докладов и выступлений. Так, в Германии на Международной конференции по пастбищным культурам (Dzyubenko, Vishnyakova, 1995), в США по изучению кормовых растений в зоне экологической катастрофы Аральского моря (Dzyubenko, 1997; Waldron et al., 2000, by Dzyubenko, Kochegina, 2016, p. 30), на Международной конференции в Дотнуве по методическим подходам к оценке генетического разнообразия при интродукции (Dzyubenko, Shvytov, 1997), в докладах Международной рабочей группы по кормовым культурам IPGRI в Италии и Португалии (Chapurin et al., 1995; Dzyubenko, 2000), в Китае на VIII Международном конгрессе по пастбищам (Dzyubenko, 2008) и Симпозиуме по кормовым культурам и биотопливу (Dzyubenko N., Dzyubenko E., 2012). На Международном конгрессе по кормовым угодьям в Аргентине был представлен доклад по пастбищным засухо- и солеустойчивым растениям Центральной Азии (Dzyubenko, 2011, by Dzyubenko, Kochegina, 2016, p. 31). Отдел ГР многолетних кормовых культур ВИР на протяжении тридцати лет успешно

сотрудничал по привлечению ресурсов соле- и засухо-устойчивых культур с лабораторией Пастбищ Министерства сельского хозяйства США (г. Логан, штат ЮТА), международным центром засухоустойчивых культур ICARDA, AgroResearch (Генбанк Новой Зеландии), CLIMA (Австралия).

Заключение

На современном этапе вопросы сохранения и изучения растительных ресурсов аридных регионов нашей страны приобретают особое значение. Нарастающий экологический кризис планеты (загрязнение земельного, околородного и водного пространств, водный дефицит) ведет к быстрому сокращению биоразнообразия флоры. В этих условиях возрастает ценность образцов мировой коллекции засухоустойчивых культур и их диких родичей, в том числе кормовых ксеро- и галофитов.

За более чем 100-летний период исследований сотрудники ВИР создали и сохранили ценнейшую коллекцию генетических ресурсов засухо- и солеустойчивых кормовых культур и их диких родичей и внесли свой теоретический и практический вклад в решение проблем устойчивости сельскохозяйственных культур к стрессовым факторам и сохранения кормовых угодий засушливых зон России и стран СНГ.

References/Литература

- Belova V. S., Ibragimova M. V., Kurchak O. N., Onishchuk O. P., Andronov E. E., Roumiantseva M. L., Dzyubenko N. I., Simarov B. V. *Sinorhizobium meliloti* – *Medicago sativa* symbiosis beneficial for saline environment // Symposium and postgraduate course agro-biotechnology focused on root-microbe systems. Kaunas, Lithuania. May 20-27. 2005, p. 14.
- Bukhteeva A. V. Karyosystematic study of crested wheatgrass – *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum* (Bieb) Tzvel. ((The Gene Bank of Forage Crops for Breeding) // Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding, 1988, vol. 120, pp. 83–89 [in Russian] (Бухтеева А. В. Карисистематические исследования житняка гребневидного – *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum* (Bieb) Tzvel. «Генофонд кормовых растений и его использование в селекции» // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1988. Т. 120. С. 83–89).
- Bukhteeva A. V., Maly'shev L. L., Dzyubenko N. I., Kochegina A. A. *Genetic resources of wheatgrass Agropyron Gaertn.* [in Russian] (Бухтеева А. В., Мальшев Л. Л., Дзюбенко Н. И., Кошегина А. А. Генетические ресурсы житняка *Agropyron Gaertn.* СПб.: ВИР, 2016. 268 с.).
- Burenin N. I., Ivanov A. I., Soskov Yu. D., Daud Naser. Drought resistant fodder plants // Bulletin of applied botany, genetics and plant breeding (The Gene Bank of Forage Crops for Breeding), 1988, vol. 120, pp. 5–11 [in Russian] (Буренин Н. И., Иванов А. И., Сосков Ю. Д., Давуд Н. Засухоустойчивые кормовые растения // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. «Генофонд кормовых растений и его использование в селекции». 1988. Т. 120. С. 5–11).
- Chapurin V. F., Chapurin V. F., Soskov Yu. D., Bukhteeva A. V., Dzyubenko N. I. Resources of perennial forage at the All-Russian Researcher Institute of Plant Industry (VIR) // Report of a working group on Forages, 5th meeting 31.03-2.04 1995. IPGRI, Sophia – Rome, Italy, 1995, pp. 87–89.

- Daud Naser*. Methodological Guidelines. The definition of drought resistance of perennial forage grasses on depressive-seedling growth in osmotic solutions. Leningrad: VIR, 1990, 12 p. [in Russian] (*Давуд Н.* Методические указания. Определение засухоустойчивости многолетних кормовых злаков по депрессии роста проростков в растворах осмотиков. Л.: ВИР, 1990. 12 с.).
- Drozhdov S. N.* et all. Diagnosis of plant resistance to stresses. Methodological guidance / Ed. by Udovenko G.V. Leningrad: VIR, 1988, 228 p. [in Russian] (*Дроздов С. Н.* и др. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. // Методическое руководство. Л.: ВИР, 1988. 228 с.).
- Duk O. V.* Combining ability of alfalfa samples in the North Caucasus // Author. diss. ... kand. s.-hk. nauk. Leningrad: VIR, 1989, 17 p. [in Russian] (*Дук О. В.* Комбинационная способность образцов люцерны в условиях Северного Кавказа // Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Л.: ВИР, 1989. 17 с.).
- Dzyubenko N. I.* Genetic resources of rangeland plants for extreme environment conditions // Multifunctional Grasslands in a Changing World. Proceedings of the XXI International Grassland Congress/VIII International Rangeland Congress, 2008, Hohhot, China, vol. 2, pp. 443–445.
- Dzyubenko N. I.* Perennial fodder crops in the collection of Vavilov institute: taxonomic diversity and breeding value// Report of a Working Group on Forages. IPGRI, Portugal, 2000. pp. 137–139.
- Dzyubenko N. I.* Population-genetic basis for improving and stabilizing the productivity of alfalfa seed// Author. diss. ... dokt. biol. nauk. Leningrad: VIR. 1995. 45 p. [in Russian] (*Дзюбенко Н. И.* Популяционно-генетические основы повышения и стабилизации семенной продуктивности люцерны // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Л.: ВИР, 1995. 45 с.).
- Dzyubenko N. I.* Vavilov collection of the world's genetic resources of cultivated plants – Russia strategic framework crop // Selection, seed and genetic, 2015, no. 5, pp.16–21[in Russian] (*Дзюбенко Н. И.* Вавиловская коллекция мировых генетических ресурсов культурных растений – стратегическая основа растениеводства России // Селекция, семеноводство и генетика. 2015. № 5. С.16–21).
- Dzyubenko N. I., Dzyubenko E. A., Khusainov A.* Expeditionary Search and salt-tolerant weed forming shapes *Medicago trautvetteri* Sumn. in the zone of ecological disaster of Northern Aral Sea region // Intern. Scientific and Practical. Conf. "Genet. Resources of Cult. Plants", 13-16 November, 2001, St. Petersburg: Tez. rep. St. Petersburg: VIR, 2001a, pp. 26–27 [in Russian] (*Дзюбенко Н. И., Дзюбенко Е. А., Хусаинов С.Х.* Экспедиционный поиск солеустойчивых и корнеотпрысковых форм *Medicago trautvetteri* Sumn. в зоне экологической катастрофы Северного Приаралья // Межд. науч.-практ. конф. «Ген. ресурсы культ. растений», 13-16 ноября 2001, СПб. Тез. докл. СПб.: ВИР, 2001а. С. 26–27).
- Dzyubenko N. I., Dzyubenko E. A., Khusainov A.* Methodological bases of the expedition search and collection of salt-resistant populations of wild species of legumes in a zone of ecological disaster of Northern Aral Sea region // Intern. Scientific and Practical. Conf. "Genet. Resources of Cult. Plants", 13-16 November, 2001, St. Petersburg: Tez. rep. St. Petersburg: VIR, 2001b, pp. 27–28 Ibid, pp. 27–28 [in Russian] (*Дзюбенко Н. И., Дзюбенко Е. А., Хусаинов С. Х.* Методические основы экспедиционного поиска и сбора солеустойчивых популяций дикорастущих видов бобовых растений в зоне экологической катастрофы Северного Приаралья // Межд. науч.-практ. конф. «Ген. ресурсы культ. растений», 13-16 ноября 2001, СПб. Тез. докл. СПб.: ВИР, 2001б, С. 27–28).
- Dzyubenko N. I., Dzyubenko E. A.* N. I. Vavilov and his collaborators in organization of VIR forage crop collection and forage crop department // Proceedings on applied botany, genetics and breeding, 2012, vol. 169, pp. 161–179 [in Russian] (*Дзюбенко Н. И., Дзюбенко Е. А.* Н. И. Вавилов и его сподвижники в становлении работы с кормовыми культурами в ВИРе (к 100-летию работы с кормовыми культурами в ВИРе) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2012. Т. 169. С. 161–179).
- Dzyubenko N. I., Kochegina A. A.* N. I. Vavilov and scientists of the VIR role in the desert reclamation // Proceedings on applied botany, genetics and breeding, 2016, vol. 177, iss. 1, pp. 5–34 [in Russian] (*Дзюбенко Н. И., Кочегина А. А.* Роль Н. И. Вавилова и ученых ВИР в освоении пустынь // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2016. Т. 177. Вып 1. С. 5–34).
- Dzyubenko N. I., Shvytov I. A.* Methodological approaches for evaluation of plant genetic diversity during introduction // Plant Breeding – theories, achievements and problem. Intern. conf. Dotnuva, 1997, pp. 182–188.
- Dzyubenko N. I., Soskov Yu. D.* Genetic resources of kohia stretched (*Kochia prostrata* (L.) Shrad). St Peterburg: VIR, 2014, 336 p. [in Russian] (*Дзюбенко Н. И., Сосков Ю. Д.* Генетические ресурсы кохин простертой (*Kochia prostrata* (L.) Shrad). СПб.: ВИР, 2014. 336 с.).
- Dzyubenko N. I., Vishnevskaya M. S., Pavlov A. V., Dzyubenko E. A., Potokina E. K.* Nucleotide polymorphism of gene *SrIk*, controlling resistance to salinity from alfalfa (*Medicago sativa* L.) // In sb.: Mnogofaktornoje adaptivnoje kormoproizvodstvo, Moscow, 2011, pp. 231–241 [in Russian] (*Дзюбенко Н. И., Вишневецкая М. С., Павлов А. В., Дзюбенко Е. А., Потоккина Е. К.* Нуклеотидный по-

- лиморфизм гена *SrIk*, контролирующего устойчивость к засолению у люцерны посевной (*Medicago sativa* L.). // В сб.: Многофакторное адаптивное кормопроизводство. М., 2011. С. 231–241).
- Dzyubenko N. I., Vishnyakova M. A. Intraspecific variability of seed productivity character in alfalfa // III Intern. Herbage Seed Conf., Halle, Germany, 1995, p. 54.
- Ibragimova M. V., Roumiantseva M. L., Onischuk O. P., Belova V. V., Kurchak O. N., Andronov E. E., Dzyubenko N. I., Simarov B. V. The symbiosis of nodule bacteria *Sinorhizobium meliloti* with alfalfa *Medicago sativa* in conditions of salinity // *Microbiologiya*, 2006, vol. 75, no. 1, pp. 94–100 [in Russian] (Ибрагимова М. В., Румянцева М. Л., Онищук О. П., Белова В. В., Курчак О. Н., Андронов Е. Е., Дзюбенко Н. И., Симаров Б. В. Симбиоз клубеньковых бактерий *Sinorhizobium meliloti* с люцерной *Medicago sativa* в условиях засоления // *Микробиология*, 2006. Т. 75. № 1. С. 94–100).
- Ivanov A. I. Alfalfa. Subgenus *Falcago* (Reichb.) Grossh. Genus *Medicago* L. // Author. Diss. ... doct. s.-hk. nauk. Leningrad: VIR, 1977, 32 p. [in Russian] (Иванов А. И. Люцерна. Подрод *Falcago* (Reichb.) Grossh. рода *Medicago* L. // Автореф. дисс. ... докт. с.-х. наук. Л., 1977. 32 с.).
- Ivanov A. I., Dzyubenko N. I., Bukhteeva A. V. Conducting self-pollination, hybridization, account self-fertility and auto tripping alfalfa // Methodological instructions. Leningrad: VIR, 1982, 16 p. [in Russian] (Иванов А. И., Дзюбенко Н. И., Бухтеева А. В. Проведение самоопыления, гибридизации, учета самофертильности и автотриппинга у люцерны / Методические указания. Л.: ВИР, 1982. 16 с.).
- Kuznetsov V. A. The ranges of the geographical distribution of the most important forage crops of clover and alfalfa // *Bulletin of applied botany and plant-breeding*, 1926, vol. 16, iss. 1. p. 87. [in Russian] (Кузнецов В. А. Ареалы географического распространения важнейших кормовых видов клевера и люцерны // *Тр. по прикл. бот. и сел.* 1926. Т. 16. Вып. 1. С. 87).
- Lubenets P. A. Alfalfa, its species composition and selection methods // Author. diss. ... doct. s.-kh. nauk. SPb: VIR, 1953, 36 p. [in Russian] (Лубенец П. А. Люцерна, ее видовой состав и методы селекции // Автореф. дисс. ... докт. с.-х. наук. Л.: ВИР, 1953. 36 с.).
- Lubenets P. A., Ivanov A. I., Kirillov Ju. I., Mukhina N. A., Bukhteeva A. V. et al. Methodical instructions for the study of the collection of perennial forage grasses [in Russian] (Лубенец П. А., Иванов А. И., Кириллов Ю. И., Мухина Н. А., Бухтеева А. В. и др. Методические указания по изучению коллекции многолетних кормовых трав. Л.: ВИР, 1973. 37 с.).
- Mal'y'sheva N. Yu. Ecology of pollination and pollinators of alfalfa (*Medicago* ssp.) in the Northern Aral Sea region // Author. diss. ... cand. s.-kh. nauk. SPb: VIR, 1997, 20 p. [in Russian] (Мальшиева Н. Ю. Экология опыления и опылители люцерны (*Medicago* sp.) в Северном Приаралье // Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Л.: ВИР, 1997, 20 с.).
- Maximov N. A. The physiological basis of drought resistance of plants // *Application no. 26 to Bulletin of applied botany and plant-breeding*. Leningrad, 1926, 436 p. [in Russian] (Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений // Приложение № 26 к *Тр. по прикл. бот. и сел.* Л.: ВИР, 1926. 436 с.).
- Orel L. I., Kazachkovskaya E. B., Semenova E. V., Dzyubenko E. A., Dzyubenko N. I. Method of isolation and characterization of plant types with full sterile female alfalfa / Methodical instructions. Leningrad: VIR, 1991, 26 p. [in Russian] (Орел Л. И., Казачковская Е. Б., Семенова Е. В., Дзюбенко Е. А., Дзюбенко Н. И. Способ выделения и характеристика типов растений с полной женской стерильностью у люцерны / Методические указания. Л.: ВИР, 1991. 26 с.).
- Orel L. I., Konstantinova L. N., Dzyubenko N. I., Kazachkovskaya E. B. Express methods of determining fertility embryo sacs alfalfa. Methodical instructions. Leningrad: VIR, 1988, 26 p. [in Russian] (Орел Л. И., Константинова Л. Н., Дзюбенко Н. И., Казачковская Е. Б. Экспресс-методы определения фертильности зародышевых мешков люцерны / Методические указания. Л.: ВИР, 1988. 26 с.).
- Orel L. I., Konstantinova L. N., Ogorodnikova V. F., Vishnyakova M. A., Dzyubenko N. I., Kazachkovskaya E. B. The selection of alfalfa plants with high fertility ovaries / Methodological instructions. Leningrad: VIR, 1985, 35 p. [in Russian] (Орел Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф., Вишнякова М. А., Дзюбенко Н. И., Казачковская Е. Б. Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей / Методические указания. Л.: ВИР, 1985. 35 с.).
- Pavluhkin Yu. S. Maximov Nikolai Alexandrovich // In: Nikolai Ivanovich Vavilov Associates. Researchers of Plant Gene Pool. St. Petersburg: VIR, 1994, pp. 347–363 [in Russian] (Павлухин Ю. С. Максимов Николай Александрович // В кн.: Соратники Николая Ивановича Вавилова. СПб.: ВИР, 1994. С. 347–363). Pavluhkin Yu. S., Kirillov Yu. I. Kuznetsov Vladimir Alexandrovich. // In: Nikolai Ivanovich Vavilov Associates. Researchers of Plant Gene Pool. St. Petersburg: VIR, 1994, pp. 276–289 (Павлухин Ю. С., Кириллов Ю. И. Кузнецов Владимир Александрович // В кн.: Соратники Николая Ивановича Вавилова. СПб.: ВИР, 1994. С. 276–289).
- Razumov V. I., Lyumar'R. S., Oleynikova T. V., Uglov P. G., Udovenko G. V., Panchenko N. P., Bykov O. V. Results of research on plant physiology // *Bulletin of applied botany, genetics and*

- plant breeding, 1968, vol. 39, iss. 2, pp. 70–101 [in Russian] (Разумов В. И., Лимарь Р. С., Олейникова Т. В., Узлов П. Г., Удовенко Г. В., Панченко Н. П., Быков О. В. Итоги исследований по физиологии растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1968. Т. 39. Вып 2. С. 70–101).
- Regel R. E. The organization and activities of the Bureau of Applied Botany in the first twenty years its existence// Bulletin of applied botany and plant-breeding, 1915, no. 4-5, pp. 327–723 [in Russian] (Регель Р. Э. Организация и деятельность Бюро по прикладной ботанике за первое двадцатилетие его существования // Тр. по прикл. бот. и сел. 1915. № 4–5. С. 327–723).
- Roumiantseva M. L., Stepanova G. V., Kurchak O. N., Onischuk O. P., Muntyan V. S., Dzyubenko E. A., Dzyubenko N. I., Simarov B. V. The selection of salt-tolerant plants of different types of lucerne and analysis of their morphobiological and symbio-trophical indicators // Selskhoz. Biol., 2015, vol. 50, no. 5, pp. 673–678 [in Russian] (Румянцова М. Л., Степанова Г. В., Курчак О. Н., Онищук О. П., Мунтян В. С., Дзюбенко Е. А., Дзюбенко Н. И., Симаров Б. В. Отбор солеустойчивых растений разных видов люцерны и анализ их морфобиологических и симбиотрофных показателей // Сельхоз. биол. 2015. Т. 50. № 5. С. 673–678).
- Semushina L. A. Salt tolerance of desert forage plants. // Bulletin VIR, 1981, iss. 108, pp. 55–57 [in Russian] (Семущина Л. А. Солеустойчивость пустынных кормовых растений // Бюл. ВИР, 1981. Вып. 108. С. 55–57).
- Semushina L. A., Bukhteeva A. V., Morozova A. G. Relative salt tolerance of wheat grass and psathyrostachys collections // Bulletin VIR, 1978, iss. 86, pp. 65–68 [in Russian] (Семущина Л. А., Бухтеева А. В., Морозова А. Г. Сравнительная солеустойчивость коллекции житняка и ломкоколосника // Бюлл. ВИР. 1978. Вып. 86. С. 65–68).
- Shamsutdinov Z. Sh., Shamsutdinova A. Z., Starshinova O. A. The breeding of arid forage plants in the context of the ecotype concept // Intern. sci-pract. e-zine "Arid forage crop", 2013, no. 2(14), pp. 17–30 [in Russian] (Шамсутдинов З. Ш., Шамсутдинова Э. З., Старшинова О. А. Селекция аридных кормовых растений в контексте концепции экотипа // Научно-практ. межд. электр. журн. «Адаптивное кормопроизводство», 2013. №2(14) С. 17–30).
- Tumanov I. I. Physiological basis of crops frost-resistance. Leningrad: Selkhozgiz. 1940. 365 p. [in Russian] (Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Л.: Сельхозгиз, 1940. 365 с.).
- Udovenko G. V. et all. Methods of evaluating the resistance of plants to adverse environmental conditions. Leningrad: VIR, 1976, 318 p. [in Russian] (Удовенко Г. В. и др. Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: ВИР, 1976. 318 с.).
- Udovenko G. V. Salt tolerance of crop plants. Leningrad, 1977, 216 p. [in Russian] (Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Л., 1977. 216 с.).
- Udovenko G. V., Oleynikova T. V., Koghushko N. N., Barashkova N. A. et all. Methods of diagnosis of plant resistance (drought, extraheat-resistance, salt tolerance and frost). Leningrad: VIR, 1970, 74 p. [in Russian] (Удовенко Г. В., Олейникова Т. В., Кожушко Н. Н., Барашкова Н. А. и др. Методика диагностики устойчивости растений (засухо-, жаро-, соле- и морозоустойчивости). Л.: ВИР, 1970. 74 с.).
- Vavilov N. I. Global Resources of Drought-Resistant Varieties // Report at the All-Union Conference on Fight against Drought. 26.10.31-31.10.31, Moscow, 1931, Bull. no. 2 [in Russian] (Вавилов Н. И. Мировые ресурсы засухоустойчивых сортов // Докл. на Всесоюзн. конф. по борьбе с засухой 26-31.10.31. М., 1931. Бюлл. № 2).
- Vishnevskaya M. S., Pavlov A. V., Dzyubenko E. A., Dzyubenko N. I., Potokina E. K. Nucleotide Polymorphism of the *Srlk* Gene That Determines Salt Stress Tolerance in Alfalfa (*Medicago sativa*L.) // Russian Journal of Genetics, 2014, vol. 50, no. 4, pp. 378–386 [in Russian] (Вишневецкая М. С., Павлов А. В., Дзюбенко Е. А., Дзюбенко Н. И., Потоккина Е. К. Нуклеотидный полиморфизм гена *Srlk*, определяющего устойчивость к солевому стрессу у люцерны (*Medicago sativa* L.) // Генетика. 2014. Т. 50. № 4. С. 378–386).